УДК 576.895.121:638.12

И. А. Акимов, Л. М. Залозная, И. В. Пилецкая

АРРЕНОТОКИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЛА В ЯЙЦЕКЛАДКЕ КЛЕЩА VARROA JACOBSONI

Для паразитического клеща *Varroa jacobsoni* характерны партеногенез по типу арренотокии и гапло-диплоидный способ детерминации пола, при котором из гаплоидных яиц (n=7) развиваются самцы, а из диплоидных (2n=14) — самки (Steiner и др., 1982; Ruijter, Pappas, 1983). Изучение яиц в яйцекладках этого клеща показало, что они отличаются степенью развития эмбриона и размерами (Шанидзе, 1979; Акимов, Пилецкая, 1985а), которые связаны с их жизнеспособностью (Замазий, 1984; Акимов, Пилецкая, 1985а). Известно также, что даже в оптимальных условиях, т. е. при температурах 34—35 °С и влажности 60—80 % общая смертность яиц в яйцекладках этого паразита составляет свыше 10 % (Акимов, Пилецкая, 1983). В то же время остается неясным, за счет самцовых (гаплоидных) или самочных (диплоидных) яиц они гибнут в яйцекладках паразита. Поэтому изучение полового состава жизнеспособных и нежизнеспособных яиц, а также последовательность их откладки представляют немалый интерес.

Материал и методика. Опыты проводили при относительно благоприятных для развития яиц температурах (33—36 °С). Самок, готовых к откладке яиц, вместе с личинкой трутня помещали в пробирки и наблюдали за последовательностью откладки яиц каждой из них. Опыт длился до тех пор, пока самки не откладывали полностью весь свой запас яиц. Отложенные яйца фиксировали 10—20 мин в спирт-ледяной уксусной кислоте (3 : 1) и окрашивали ацет-орсеином (1 %-ный р-р) под покровным стеклом микропрепарата 0,5—1 час. Затем яйца раздавливали и готовили временные препараты, окантовывая край покровного стекла воском. После изучения наиболее удачные препараты с хромосомами фотографировали при помощи микроскопа МБИ-6 с иммерсионными объективами. Жизнеспособность яиц определяли по предложенному нами ранее способу дифференциации яиц на типы (Акимов, Пилецкая, 1985 а). Половой состав определяли по количеству хромосом.

Результаты. В экспериментах использовали свыше сотни самок Варроа. Из отложенных ими яиц 154 были исследованы. Данные по последовательности откладки яиц, их жизнеспособности и плоидности представлены в таблице.

Подсчет количества хромосом для определения плоидности (пола) затруднен тем, что хромосомы далеко не всегда удавалось увидеть четко. В ядрах некоторых яиц были видны лишь скопления хроматина, особенно в клетках мелких нежизнеспособных яиц. Как правило, в них были видны уплотненные, слившиеся ядра, в которых можно было различить лишь глыбки хроматина. Следует отметить, что среди этой группы мелких нежизнеспособных яиц попадались яйца совсем прозрачные, растекающиеся на предметном стекле, более плотные, шаровидные, а также совсем сухие, полусферические. В большинстве таких яиц хромосомы обнаружить не удалось (таблица). В нежизнеспособных средних яйцах, под оболочками которых были видны формирующиеся конечности эмбриона, хромосомы в большинстве случаев хорошо заметны и их можно было сосчитать (рисунок). Экземпляры, в которых подсчет количества хромосом вызывал сомнения, учитывались в отдельной графе таблицы. Из 154 исследованных яиц хромосомы были подсчитаны в 115. При этом из 39 яиц, в которых их не удалось обнаружить или подсчитать, 25 относились к типу мелких, нежизнеспособных яиц со следами деструкции (таблица). Всего же удалось определить плоидность у 86

Особенности яиц в яйцекладках клеща Varroa jacobsoni

Типы яиц	Очередность откладки	Общее количество исследованных яиц	Плоидность		Количество хромосом не определено
			самцы (n=7)	самки (2n=14)	
Жизнеспособные	1	47	34	7	6
То же	2	30	2	24	4
То же	3—5	19	3	16	—
Нежизнеспособные (средние)	1—7	25	21	—	4
Нежизнеспособные (мелкие)	1—7	33	7	1	25
Всего		154	67	48	39

жизнеспособных яиц. Что же касается взятых для исследований нежизнеспособных яиц со следами развития конечностей эмбрионов, то все такие яйца оказались самцовыми (таблица).

По последовательности откладки жизнеспособные яйца, в которых были видны вполне сформировавшиеся личинки, в таблице разделены на три группы: отложенные первыми, вторыми или третьими — пятыми (таблица). В подавляющем большинстве случаев хромосомы в таких яйцах можно было увидеть и подсчитать.

Из 41 отложенных первыми жизнеспособных яиц, у которых удалось определить плоидность, 34, т. е. около 83 % составляют самцы. Что же касается исследованных жизнеспособных яиц, отложенных вторыми — пятыми (таблица), то из 49 яиц хромосомы удалось подсчитать в 45 яйцах, из них гаплоидными оказались 5 (11 %), а диплоидными 40 (89 %). Не обнаружена закономерность в последовательности откладки жизнеспособных и нежизнеспособных яиц. Кроме того, не выявлено каких-либо различий в такой последовательности для каждой из испытанных температур. При 33, 34, 35 и 36° первыми откладывались, как правило, самцовые яйца. Если такой порядок нарушался и первым откладывалось яйцо самочное, то вторым — обязательно самцовое. Подтвержден также и факт, описаный нами ранее (Акимов, Пилецкая, 1985а), что из более мелких жизнеспособных яиц со сформированными личинками появлялись затем самцы. Действительно, первые такие отложенные яйца были меньше, чем последующие.

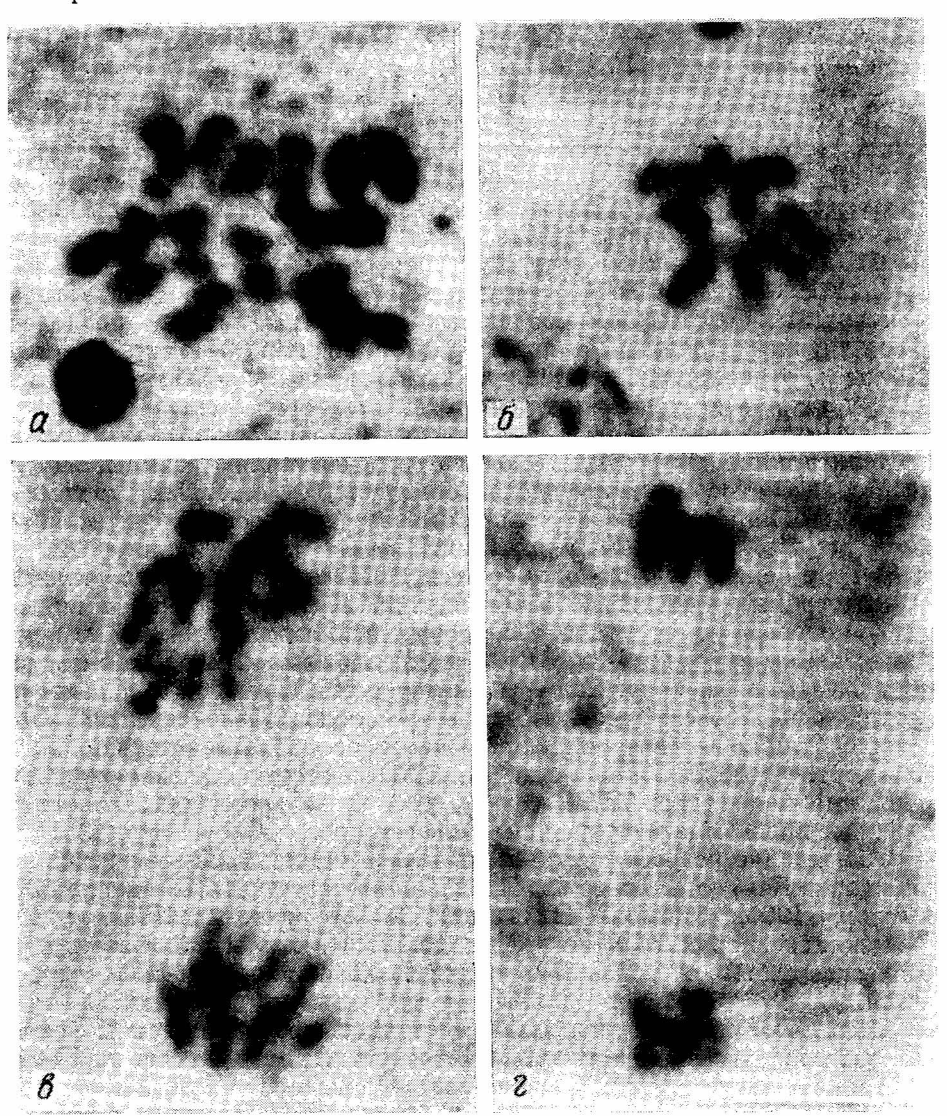
Обсуждение результатов. Анализ состояния хромосом и плоидности яиц клеща Варроа подтверждает отмечаемую ранее (Шанидзе, 1979; Замазий, 1984; Акимов, Пилецкая, 1985а) разнокачественность их в яйцекладке паразита и позволяет дополнить характеристику морфологических типов яиц клеща описанием их кариологических особенностей.

Самые мелкие, нежизнеспособные яйца несут явственные следы деструктивных изменений в ядре, которые, по всей видимости, наступают еще в проводящих отделах репродуктивной системы самки. Вместе с нежизнеспособными яйцами, в которых были хорошо заметны следы эмбриогенеза, общее количество таких неразвивающихся в дальнейшем яиц в яйцекладках Варроа довольно велико и составляет для условий эксперимента, т. е. во всем диапазоне температур 33—36°С около 38 %, что значительно выше, чем наблюдалось в зоне оптимума — 34—35°С (Акимов, Пилецкая, 1983). Откладка яиц, значительная часть которых оказывается нежизнеспособными, нередко встречается у насекомых и связана с партеногенезом по типу арренотокии (Мэйнард Смит, 1981).

Анализ последовательности откладки различных по морфологическому типу, жизнеспособности и плоидности яиц самками Варроа показал, что в целом ни тип яйца, ни его жизнеспособность не играют существенной роли в очередности откладки. Как известно, у Варроа интервалы между откладкой каждого яйца составляют около суток (Аки-

5 1/2 6—1354

мов, Пилецкая, 1985б). В связи с этим откладка очередного, но нежизнеспособного яйца приводит к тому, что в ячейках с расплодом трутней 19—20-дневного возраста можно увидеть весьма пеструю картину последовательности некоторых фаз развития клеща. В них встречаются одновременно дейтохризолиды самца или самки и протонимфы, или же дейтонимфы и взрослые самцы, или даже жизнеспособные яйца и дейтонимфы.



Хромосомы клеща *Varroa jacobsoni*:
а — метафаза, самка (2n=14); *б* — то же, самец (n=7); *в* — анафаза, самка; *г* — то же самец.

В работе Ифантидиса (Ifantidis, 1983), исследовавшего онтогенез этого клеща в трутневом и пчелином расплоде, отмечено, что потомство одной самки включало самца, который развивался из второго яйца, отложенного приблизительно через 96 ч после запечатывания ячейки сотов, и лишь в 0,9 % случаев из второго яйца развивалась самка. По нашим данным (таблица), гаплоидные яйца составляют свыше 80 % среди первых отложенных жизнеспособных яиц и менее 8 % — среди вторых. Эти различия статистически достоверны (при $p \geqslant 0{,}01$). Таким образом, из наших наблюдений за очередностью откладки самцовых (гаплоид-

ных) и самочных (диплоидных) яиц следует, что самцы появляются в потомстве раньше самок не только благодаря более быстрому развитию, но и за счет более ранней откладки самцовых яиц. Несоответствие наших данных с данными Ифантидиса (Ifantidis, 1983) может быть объяснено трудностями при определении пола, о которых говорилось выше. Тенденция к вылуплению самцов раньше самок (протандрия) нередко встречается и у насекомых. Как считают, протандрия свойственна насекомым с отчетливыми и не перекрывающимися друг с другом генерациями, со способностью самок спариваться только однократно, вскоре после рождения и с арренотокией (Bulmer, 1983a, 1983 b). Все это, в том числе и способность к однократному спариванию (Акимов, Ястребцов, 1984), вполне относится к рассматриваемому виду. Эфемерные слабо склеротизованные самцы этого паразита оплодотворяют самок в тех же ячейках сотов, в которых вылупляются эти клещи, и там же вскоре погибают.

Интересно сопоставление смертности различных по плоидности яиц. Среди отложенных жизнеспособных яиц были представлены как отложенные первыми гаплоидные (самцовые), так и диплоидные (самочные) яйца. Нежизнеспособные, не развивающиеся далее яйца, в которых заметны следы предшествующего эмбриогенеза, также гаплоидны. При окончании же развития и выходе клещей из ячеек самцов оказывается значительно меньше, чем самок, и их соотношение составляет 1 : 3 (Ланге и др., 1976). При развитии вне зоны оптимальных температур также увеличивается доля нежизнеспособных гаплоидных яиц в яйцекладке (Акимов, Пилецкая, 1985 б). Все это указывает на то, что гибель гаплоидных (самцовых) яиц в яйцекладках клеща Варроа, больше, чем диплоидных (самочных).

Анализ полученных данных подтверждает высказанное нами ранее предположение (Акимов, Пилецкая, 1985а, Акимов, Залозная, 1985) о том, что у партеногенетически размножающегося арренотокного клеща *Varroa* отбор идет по пути устранения преимущественно неоплодотворенных (гаплоидных) яиц и развивающихся из них самцов. Такое явление, известное у других арренотокных видов (Мэйнард Смит, 1981), позволяет сохранять гетерогенность и жизнестойкость популяции паразита за счет наименее продуктивной ее части — самцов и устраняет неизбежное отрицательное влияние инбредных скрещиваний.

Arrhenotoky and Sex Determination in Varroa jacobsoni Eggs. Akimov I. A., Zaloznaya L. M., Piletskaya I. V.— Vestn. zool., 1986, No. 4.— Direct count shows no regularities in oviposition succession of vital and unvital eggs within temperature range of 33—36°. Obtained data supported earlier hypothesis that in *Varroa jacobsoni* selection goes along with haploid males' elimination during onthogenesis.

Акимов И. А., Залозная Л. М. Изменчивость морфологических признаков самцов и самок клеща Varroa jacobsoni // Пчеловодство. — 1986. — Киев : Урожай, 1986. — Вып. 17.— С. 42—46.
Акимов И. А., Пилецкая И. В. О жизнеспособности яиц клеща Варроа // Пчеловодство.— 1983.— № 8.— С. 20.
Акимов И. А., Пилецкая И. В. Жизнеспособность яиц в яйцекладке клеща Varroa jacobsoni // Докл. АН УССР.— 1985а. Сер. Б.— № 1.— С. 54—56.
Акимов И. А., Пилецкая И. В. Влияние температуры на откладку и развитие яиц Varroa jacobsoni // Вест. зоологии.— 1985б.— № 3.— С. 52—56.
Акимов И. А., Ястребцов А. В. Репродуктивная система клеща Varroa jacobsoni. I. Репродуктивная система самки и оогенез // Там же.— 1984.— № 6.— С. 61—68.
Замазий А. А. Особенности яйцекладки и развития протонимфы Варроа // Пчеловодство.— 1984.— № 8.— С. 16—17.
Ланге А., Нацкий К. В., Таций В. М. Клещ варроа и разработка средств борьбы с ним // Там же.— 1976.— № 3.— С. 16—20.
Мэйнард Смит Дж. Эволюция полового размножения.— М. : Мир, 1981.— 272 с.
Шанидзе М. Г. О яйцекладке самок клеща Варроа // Пчеловодство.— 1979.— № 11.— С. 20—21.
Bulmer M. G. Models for the evolution of protandry in insects // Theor. Popul. Biol.— 1983a.— **23**, N 3.— P. 314—322.

Bulmer M. G. The significance of protandry in social Hymenoptera // Amer. Natur.— 1983b.— **12**, N 4.— P. 540—551.
Jfantidis M. D. Ontogenesis of the mite Varroa jacobsoni in worker and drone honeybee brood cells // J. Apicult. Res.— 1983.— **22**, N 3.— P. 200—206.
Ruijter A., Pappas N. Karyotype and Sex determination of Varroa jacobsoni Oud. // Meeting of the EC Experts' Group ;Wageningen).— 1983.— P. 41—44.
Steiner J., Pompolo S., Takachashi C. S., Goncalves L. Cytogenetics of the acarid Varroa jacobsoni // Rev. Brasil. Genet.— 1982.— N 4.— P. 841—844.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 21.02.84

УДК 591.177:595.745

А. К. Бродский, В. Д. Иванов

РАБОТА АКСИЛЛЯРНОГО АППАРАТА РУЧЕЙНИКА

Среди большого числа работ, посвященных строению аксиллярного аппарата насекомых, лишь в немногих из них делается попытка осмысления структур корня крыла с позиции функционального подхода (Snodgrass, 1929; Boettiger, Furshpan, 1952; Pfau, Nachtigall, 1981 и др.). Однако в большинстве случаев функция отдельных мускулов и склеритов интерпретируется на основе особенностей морфологии, что подчас приводит к противоречиям в трактовке их роли в полете. В качестве примера можно сослаться на различную интерпретацию функции субалярной мышцы Снодграссом (Snodgrass, 1935) и Вебером (Weber, 1933).

Одной из причин противоречия в интерпретации роли различных элементов аксиллярного аппарата служит отсутствие полной картины движений, осуществляемых в корне крыла при взмахах. Суждение же о них на основании манипуляций с мертвыми фиксированными насекомыми, когда мышцы потеряли эластичность, а суставы подвижность — распространенная методическая ошибка. С целью ликвидации пробела в наших знаниях о том, как двигаются различные склериты в основании крыла во время полета, нами произведена высокоскоростная макросъемка работы аксиллярного аппарата одного из видов ручейников.

Для исследования были использованы гигантские ручейники (длина тела 26 мм, переднего крыла — 32 мм) *Semblis atrata* Gmel., пойманные в окр. Ленинграда. Высокоскоростную съемку крылового сочленения производили при помощи кинокамеры СКС-1М-16 со скоростью 2500 кадров в секунду на кинопленку 16 мм КН-4С. Кинокамера находилась сверху над грудью насекомого; был использован объектив «Индустар 50-2» в сильно выдвинутом положении. Освещение производили сбоку при помощи осветителя KV-1000 и зеркальной лампы мощностью 500 вт с использованием водяных тепловых фильтров. Полет насекомых инициировался путем отрыва ног от опоры, одновременно производилось обдувание со скоростью 0,2 м/с, достаточной для поддержания полета. Насекомое было приклеено за середину мезоскутума к энтомологической булавке, закрепленной в штативе. Поскольку участок, покрытый клеем, был невелик, а использованный нами клей («Момент-1») обладает эластичностью, примененный способ фиксации не повлиял на подвижность элементов груди и крыльев ручейника; в то же время только такой способ мог обеспечить постоянство положения груди в пространстве, что необходимо для макросъемки. Полученный кинонегатив хранится на кафедре энтомологии Ленинградского государственного университета.

Перед тем, как описать основные движения склеритов, происходящие в корне крыла в полете, необходимо остановиться на особенностях механики аксиллярного аппарата данного вида. Взаимное расположение склеритов, суставов и складок корня крыла показано на рис. 1. Движение крыла вверх и вниз обеспечивает серия шарнирных соединений, которые расположены между краем нотума и первым аксиллярным склеритом, между задним нотальным выступом и третьим аксиллярным склеритом. Особенно большое значение имеет шарнир между первым аксиллярным склеритом и двумя передними нотальными выступами,